

**Cesare F. Sacchi (\*)**

**CYCLE BIOTIQUE ET POLYMORPHISME DE LA COQUILLE EN *THEBA PISANA* (MÜLL.) DES DUNES LITTORALES NORD-ADRIATIQUES.  
(GASTROPODA, PULMONATA, HELICIDAE) (\*\*)**

KEY WORDS: *Theba pisana*, biotic cycle, shell polymorphism, Northern Adriatic.

**Abstract**

**Life cycle and shell polymorphism in *Theba pisana* (Müll.) from the sandy coasts of the Northern Adriatic sea (Northern Italy).**

Ten localities along the sandy shores of the Northern Adriatic sea (see Fig. 1) were surveyed in critical seasons in order to outline the life-cycle of *Theba pisana* (see Figs. 2 and 3, Table I). Additional data are given for sympatric landsnails (see Fig. 2, Table II). The life-cycle of *T. pisana* was confirmed as strictly annual. In a series of localities around the Po river delta, a gradient of shell banding can be observed (see Fig. 4). While in different geographical and ecological situations exceptionally high frequencies of effectively unbanded shells, correlated to peculiar environmental features, may be an effect of the natural selection, such relations cannot be confirmed in the present case, neither for climatic, nor pedological factors (see Tab. III and the Plate).

**Riassunto**

**Ciclo biotico e poliformismo conchigliare in *Theba pisana* (Müll) sul litorale nordadriatico italiano.**

In una serie di 10 stazioni sabbiose della costa nordadriatica (fig. 1) è stato studiato il ciclo biotico di *Theba pisana* con rilevamenti eseguiti in stagioni critiche (figg. 2 e 3, Tab. I). Dati comparativi di specie simpatriche sono parallelamente considerati (fig. 2, Tab. II). Si è così confermato l'andamento tipicamente annuale del ciclo di *T. pisana*. In località afferenti al delta del Po è stato notato un gradiente latitudinale a carico del sistema di bande conchigliari (fig. 4). A differenza di altre situazioni, in cui la prevalenza d'individui senza bande si può correlare con particolari quadri climatici, qui non si rilevano tra le popolazioni del gradiente differenze evidenti, né a carico del clima, né di componenti edafiche (Tab. III e la tavola).

(\*) Dipartimento di Genetica, Sezione Ecologia, Università di Pavia, P.zza Botta 10 - I - 27100 Pavia (Italia).

(\*\*) Lavoro accettato il 20 aprile 1993.

## Introduction

Una série prolongée de recherches précédentes nous a permis d'encadrer le cycle biotique des escargots xérobiques vivant dans la lisière sableuse du littoral nord-adriatique italien. Ce cycle a une durée annuelle: il répond ainsi aux caractères «subatlantiques» de la région (SACCHI, 1977, 1983 a, 1989). Ici, nous apportons le résultat de quelques contrôles supplémentaires dans un certain nombre des stations le plus longuement étudiées depuis 1970 jusqu'à 1982 (fig. 1).

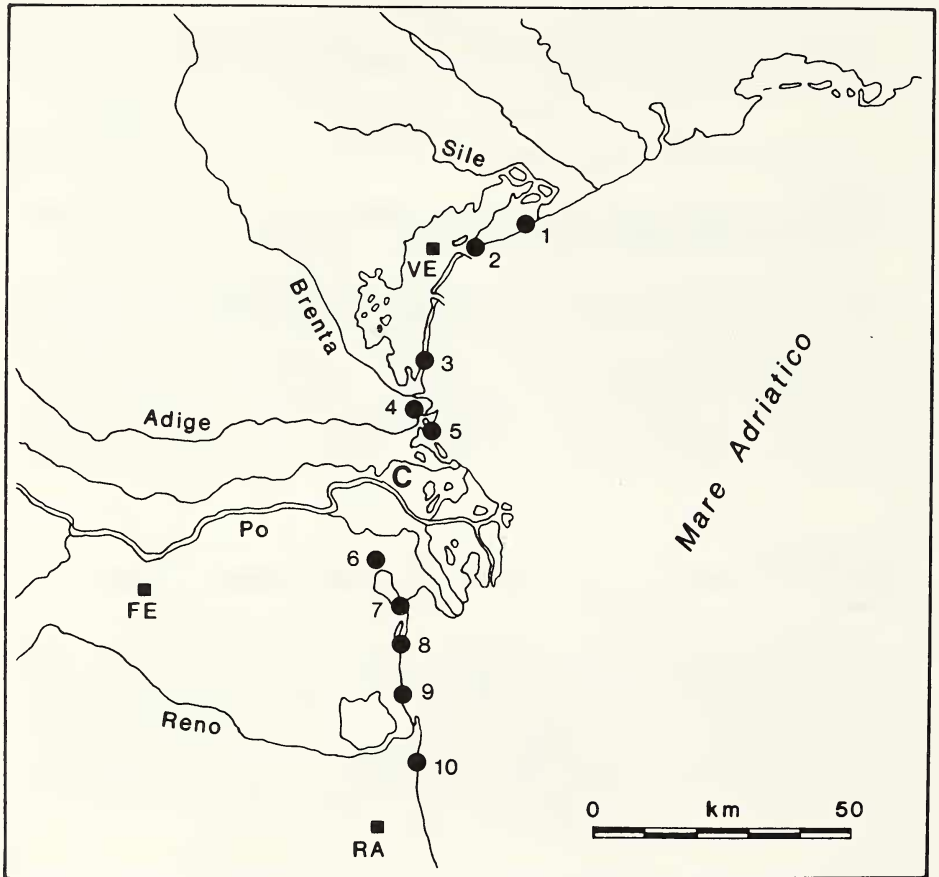


Fig. 1. Localités étudiées. 1 = embouchure du Sile; 2 = Punta Sabbioni; 3 = Ca' Roman; 4 = Sant'Anna di Chioggia; 5 = Rosolina Mare; C = Contarina; 6 = pinède au sud de Mesola; 7 = Lido di Volano; 8 = Lido delle Nazioni; 9 = Lido di Spina; 10 = Casalboretetti. VE = Venise; FE = Ferrare; RA = Ravenne. Le parallèle 45° N passe, à égale distance, entre les stations 5 et 6.

## Méthodes et techniques

### a) relevés faunistiques

Ils ont été réalisés par les techniques adoptées en SACCHI (1977, 1982). Les escargots sont recueillis sur une surface de 50 m<sup>2</sup> pendant une demi-heure. Les relevés strictement littoraux intéressent uniquement la dune, à très faible couverture végétale, faisant partie de la phytocénose de l'*Ammophiletum* (sensu lato). C'est le cas des stations 2, 3, 5, 7, 8 et 10, alors qu'en 9 une telle localisation n'a pas été possible, les pauvres résidus de la dune à oyats étant victime du tourisme de masse. La récolte a alors été cantonnée à des sables portant de rares et petits buissons de *Cistus salviaefolius* L., à la base, orientée vers la mer, du bas talus qui borde la première ligne de villas. La station 1 est constituée par une ancienne série de dunes à *Linosyris vulgaris* DC; la 4 par des sables à l'orée septentrionale du Bosco Nordio, ombragées en partie par des pins maritimes; la 6, par une clairière de la pinède au sud de Mesola, le long de la route nationale Romea (n° 309). La station C, exceptionnellement relevée fin mars 1990, est également sur un ancien système de dunes, maintenant éloignées de la mer, mais très dérangées et mutilées, au nord de la petite ville de Contarina. Les stations de 1 à 4 sont en province (les trois premières, même en territoire communal) de Venise; 5 et C sont en province de Rovigo; de 6 à 9 en province de Ferrare; 10 fait partie de la commune de Ravenne.

En mars 1990, la recherche a été limitée aux stations du groupe le plus méridional, considéré comme le plus critique, parce que dans la région deltaïque du Pô se manifestent parfois de petites interférences dans le schéma, typiquement annuel, du cycle de *T. pisana*, sans pourtant arriver aux manifestations de vie bisannuelle qu'expriment les schémas des BONAVITA (1962) ou de MORAN (1989) (voir SACCHI, 1971 et 1990 a.). Dans le delta les ombrothermogrammes commencent en effet à révéler la présence d'un petit été thermométrique, qui s'oppose à l'été «atlantique», frais et humide, des côtes de la Vénétie et du Frioul, où les escargots dunicoles n'estivent généralement pas.

### b) classement par âge

Pour *Theba pisana*, cinq classes d'âge ont été établies. La première comprend les nouveaux-nés, et les juvéniles à coquille carénée jusqu'à un diamètre de 5 mm avec 2,5 tours; la seconde, des individus encore jeunes et carénés, de 5,1 à 9 mm et 3,5 tours; la troisième, les individus de 9,1 à 13 mm avec de 3,5 à 4 tours; la quatrième comprend ceux qui ont atteint la forme typique, arrondie, de la coquille, avec 5 tours environs, mais encore en train de sécréter activement la région péristomatique du test. La cinquième et dernière classe est celle des adultes, dont la taille définitive est notoirement variable, selon les localités et les conditions écologiques, mais la coquille, garnie d'un mince bourrelet péristomatique souvent rose, et l'appareil génital, ont atteint la maturité. Ces cinq classes figurent dans le Tableau I, alors que les démogrammes de la fig. 2 les groupent en trois secteurs, plus compréhensifs, par simplicité. Les données relatives à tous les protocoles sont déposées aux archives de notre laboratoire.

Une appréciation comparative de la structure démographique de quelques espèces sympatriques d'escargots est présentée dans le tableau II.



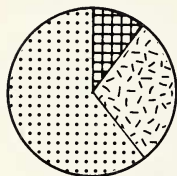
A



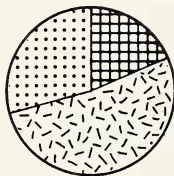
B



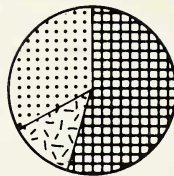
C



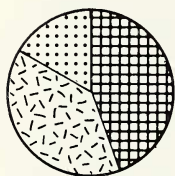
1 60



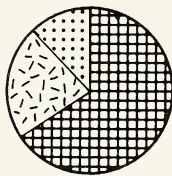
2 144



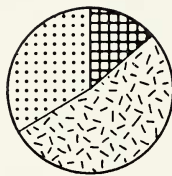
3 238



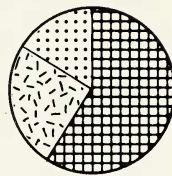
4 68



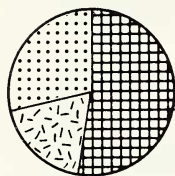
5 162



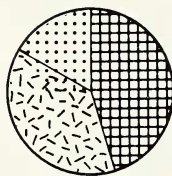
6 50



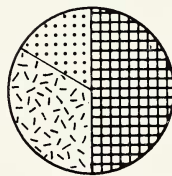
7 257



8 264



9 50



10 156

Fig. 2. Démogrammes, en pourcentages, de *Theba pisana*: 9 à 12 novembre 1988.

A: individus encore actifs; B: individus morts, gardant dans la coquille les parties molles; C: individus ayant conservé le réflexe de contraction du pied. Dans la classe A, les jeunes individus, nés l'automne même, représentent en total 5,6% (17,7% en station 3; 5,9 en 7; 9,6 en 9; quelques individus seulement en 2 et 8; un en 10; pas de jeunes ailleurs).

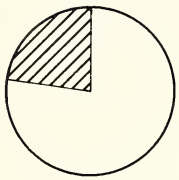
D'une manière approximative, les cinq classes proposées pour ces espèces se basent sur les limites suivantes: pour *Cerneuella virgata*, qui a une taille adulte voisine de *T. pisana*, les classes ont la même valeur qu'en celle-ci; on se souviendra toutefois que *C. virgata* a un nombre de tours un peu plus élevé, à cause d'une spire plus serrée: l'adulte en compte environ 6. *Cerneuella cisalpina* (qui est la *C. profuga* de nos recherches précédentes: SACCHI, 1961) a une taille adulte très variable dans la région. La classe I comprend les individus de 1 à 3 tours; la II ceux qui comptent environ 4 tours; la III les individus à 5 tours; la V les adultes et la IV ceux qui ont presque atteint forme et taille adulte, mais qui sécrètent encore le dernier segment de la coquille et sont génitalement immatures.

MAI 1989

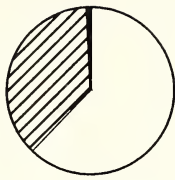
■ a

▨ b

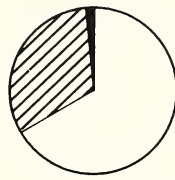
□ c



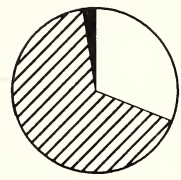
1 246



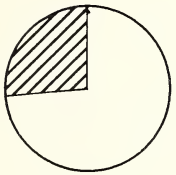
2 332



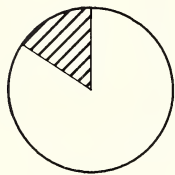
3-A 530



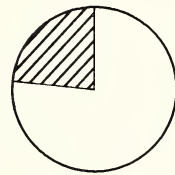
3-B 360



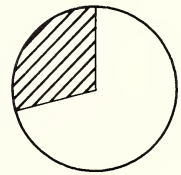
4 262



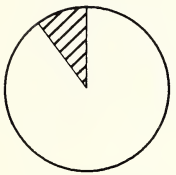
5 924



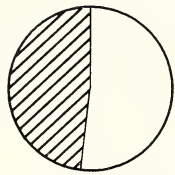
6 230



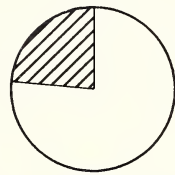
7 744



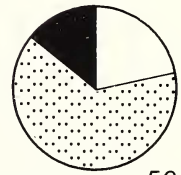
8 756



9 186



10 296



5-C. *virgata*<sup>50</sup>

Fig. 3. Démogrammes, en pourcentages, de *Theba pisana*: 10 à 12 mai 1989.

A = adultes; B = juvéniles à développement avancé (classes 3 et 4); C = jeunes des classes 1 et 2. Le dernier démogramme donne la situation de *Cerņuella virgata* dans la station 5 (Sant'Anna di Chioggia).

Pour *Cochlicella barbara* (= *ventricosa* de SACCHI, 1961) les trois classes du Tableau II comprennent respectivement des individus à 5, à 6 et à 6,5 tours. On n'a trouvé que quelques individus vivants de *Cochlicella acuta* (Müll.) insuffisants pour une comparaison, et aucun vivant de *Trochoidea trochoides* (Poir) (= *conica* Drap.) qui montre pourtant à Venise un cycle parallèle à celui de *T. pisana*.

TABLEAU I

Classe Stat.	I	II	III	IV	V	TOTAL
	4	0	0	0	0	0
5	18	162	86	43	12	321
C	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0
7	2	0	4	7	12	25
8	10	1	1	1	1	14
9	3	3	5	2	0	13
10	2	2	1	0	8	13
TOTAL	35	168	97	53	33	386
%	9,1	43,5	25,1	13,7	8,5	99,9

Tableau I. Structure démographique de *Theba pisana*: 27 à 29 mars 1990.

Quant à *Cryptomphalus aspersus* et *Helix lucorum*, les deux grosses Hélicines du secteur étudié, dont la seconde présente en Italie du nord une distribution très discontinue et en partie directement conditionnée par l'homme, leur taille adulte sensiblement égale, et leur nombre égal de tours de la coquille, a permis une distinction commune en classes. La classe I comprend les jeunes jusqu'à 10 mm de diamètre, et 2 tours; la II, les jeunes plus avancés de 15 mm et 3 tours; la III, ceux de 25 mm et 4 tours; la IV les presque adultes e 4,5 tours ou un peu moins de 5; la classe V les adultes.

#### c) appréciation du polymorphisme de la coquille

Nous classons les morphes de *Theba pisana*, quant au système de bandes, en quatre catégories principales (SACCHI, 1952), à savoir: absence complète de bandes (OO/OO); absence limitée aux deux groupes de la région supracarénale (OO/nn: c'est la forme *bifrons* Monts.); absence du premier groupe seulement (On/nn) et système complet (nn/nn). Les quatre groupes de fines bandes de *Theba* sont équivalents aux cinq larges bandes de *Cepaea* et d'autres Hélicidés *pentataeniata*: le groupe II est l'homologue des bandes 2 et 3 de ces dernières, souvent très rapprochées en plusieurs genres méditerranéens, tels *Eobania*, *Otala*, *Eremina*. CAIN (1984) propose une homologie légèrement différente.

Les morphes sans bandes et les *bifrons* constituent ensemble une super-catégorie, que les Auteurs anglais appellent «*effectively unbanded*», parce que la région du test la plus directement visible et exposée aux radiations solaires présente, dans les deux cas, un maximum d'albedo. La fig. 4 illustre la distribution des quatre catégories dans quelques-unes de nos stations.

#### d) analyses pédologiques

Le tableau III donne les résultats d'analyses pédologiques des sables habités par *T. pisana*. Les échantillons de sol, pris dans la partie la plus densément peuplée par les escargots, ont été analysés par les techniques décrites par VIOLANI (1977) et SACCHI (1981 b).

## Résultats

Les résultats sont présentés dans les figures de 2 à 4 et dans les trois tableaux. Pour la comparaison d'autres espèces avec *T. pisana*, l'on doit ajouter aux démogrammes de celle-ci, dessinés dans la fig. 2, les résultats relatifs à *Cerneuella virgata*: sur 46 individus venant des stations 4 et 5, les vivants représentaient 19,9%; les morts contenant encore toutes les parties molles donnaient 73,9% et 15,2% n'avaient gardé que le réflexe de contraction du pied (mourants).

TABLEAU II

Classe Stat.	I II III IV V					TOTAL
	<i>Cerneuella virgata</i> (Da Costa)					
4	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	3	0	3
C	1	0	0	0	0	1
TOTAL	1	0	0	3	0	4
<i>Cerneuella cisalpina</i> Rm (= <i>profuga</i> A. Schm.)						
5	0	0	11	7	2	20
6	0	1	1	5	0	7
9	1	0	0	2	0	3
10	0	2	9	45	8	64
TOTAL	1	3	21	59	10	94
%	1,1	3,2	22,3	62,8	10,6	100,0
<i>Xerotricha conspurcata</i> (Drap.)						
7	0	0	1	0	0	1
10	0	0	1	4	1	6
TOTAL	0	0	2	4	1	7
<i>Cochlicella barbara</i> (L.) (= <i>ventricosa</i> Drap.)						
6	0	0	0	1	0	1
9	0	0	0	0	1	1
10	0	0	1	15	1	17
TOTAL	0	0	1	16	2	19
<i>Cryptomphalus aspersus</i> (Müller)						
6	0	5	1	0	4	10
9	2	3	1	1	0	7
10	0	1	0	1	1	3
TOTAL	2	9	2	0	5	20
<i>Helix lucorum</i> L.						
6	0	0	3	1	1	5

Tableau II. Structure démographique de quelques espèces sympatriques. La série granulométrique va du plus fin (I) au plus grossier (VI).

TABLEAU III

Fract. Stat.	GRANULOMETRIE %						CaCO <sub>3</sub>	pH
	I	II	III	IV	V	VI	%	
1	8,8	82,3	7,4	0,3	0,2	1,0	36,9	8,0
2	6,4	88,8	4,4	0,1	0,1	0,2	32,4	7,8
3	2,7	65,2	30,2	1,3	0,3	0,3	27,9	8,1
4	6,1	52,9	39,9	0,3	0,3	0,5	12,1	7,9
5	3,4	80,0	16,3	0,1	0,1	0,1	8,5	8,1
C	9,4	77,3	12,6	0,4	0,2	0,1	14,5	8,2
6	10,3	57,7	30,5	0,6	0,3	0,6	8,7	7,9
7	5,6	76,5	17,5	0,2	0,1	0,1	13,5	7,9
8	8,5	77,6	13,3	0,2	0,2	0,2	10,5	8,0
9	2,0	59,0	38,5	0,3	0,1	0,1	17,9	8,0
10	4,2	76,5	18,2	0,5	0,4	0,2	16,4	7,9

Tableau III. Données pédologiques des localités étudiées.  
La serie granulométrique va du plus fin (I) au plus grossier (VII)

## Discussion

Les tableaux I et II documentent que le cycle biotique de *Theba pisana* sur la lisière sablonneuse de l'Adriatique septentrionale se déroule en un an. Il n'y a que de très rares survivants à l'hiver, un nombre infime de ceux-ci pouvant atteindre la phase reproductive le printemps suivant (SACCHI, 1977). Les espèces sympatriques non cryptiques partagent ce comportement. Les hélicellines cryptiques, au contraire, sont déphasées par rapport à *T. pisana*, car elles arrivent au printemps avec une majorité de jeunes à développement avancé. De telles différences peuvent être surtout la conséquence d'un choix différent de micro-habitat, car les espèces qui passent leurs périodes de vie ralentie non sur la végétation loin du sol, mais à la base d'herbes et arbrisseaux, en tout cas bien plus denses que les oyats, se trouvent dès lors dans un microclimat moins extrême que sur la dune pionnière (SACCHI, 1971).

Les différences de micro-habitat jouent dans le rythme annuel un rôle important: c'est ainsi par exemple que, dans notre station 3 (Ca' Roman, côté maritime du lido) la subpopulation de *T. pisana* qui se trouve vivre, non en pleine dune, mais à l'extrémité méridionale de la digue (*murazzo*) qui sépare la mer de la lagune, en exposition sud-est, montrait en mai 1989 un développement plus avancé. Et c'est encore dans ce micro-habitat



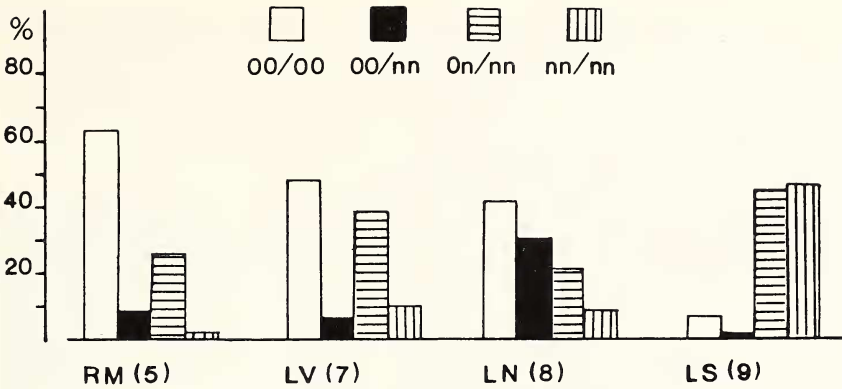


Fig. 4. Gradients de fréquence dans le système de bandes de la coquille en *Theba pisana*, de Rosolina Mare à Lido di Spina.

mieux protégé que se cantonnaient, en novembre 1988, la majorité des survivants. Un schéma analogue peut être invoqué pour les différences rencontrées, fin mars 1990, entre la station 5 (Rosolina Mare) et les stations plus au sud. La population de *Theba pisana* de la station 5 est la seule qui habite une dépression entre le plus haut système de dunes de ce pays, en pleine orientation ouest. On connaît l'importance, directe et indirecte, de l'orientation du biotope, même pour des escargots déserticoles, exaspérément adaptés à l'environnement aride (YOM-TOV, 1970; ABRAMSKY et alii, 1990; HERMONY et alii, 1992). Plus au sud de Rosolina Mare, de la station 7 jusqu'à la 10, ou bien les dunes étudiées font partie d'un ancien cordon, maintenant éloigné de la mer et en climat nettement plus continental; ou bien ce sont des ondulations basses, balayées par les vents du nord pendant l'hiver. C'est ainsi qu'on y remarque au printemps plusieurs *Theba pisana* de classe III, solidement adhérentes, à quelques décimètres du sol, sur la végétation morte et sèche — surtout sur les tiges dépouillées d'*Oenothera biennis* L. — dont les coquilles vides, fermées par un épais épiphragme, témoignent d'une incapacité à endurer l'hiver. Tel est notamment les cas des populations vivant dans les station 7 et 8 (Planche).

La fig. 4 schématise le gradient constaté dans le système de bandes de *Theba pisana* entre Rosolina Mare et Lido di Spina. Ce gradient intéresse surtout les morphes *effectively unbanded*. Les données utilisées pour la figure sont celles de novembre 1988, lorsque l'on disposait d'un maximum d'adultes, encore vivants ou récemment décédés. Toutefois, les relevés successifs ont confirmé le gradient, déjà constaté sans statistiques à partir de 1980.

Quant à la couleur de fond des coquilles sur tout l'arc côtier nord-adriatique, c'est le blanc à ivoire. Il n'y a pas de roses, et la morphe *testudinea*, brune et translucide (SACCHI, 1983 b) n'apparaît que par endroits. L'une des stations les plus méridionales de *testudinea*, la grande dune ancienne de Volto, au nord de Contarina, a d'ailleurs disparu, détruite pour en utiliser le sable, cédant la place à des cultures de primeurs.

Il n'y a apparemment pas d'explication écologique satisfaisante pour la forte concentration d'*effectively unbanded*, et par la prédominance d'inornés, à Rosolina Mare. L'absence de bandes — caractère dominant en *Cepaea* — domine aussi en *Theba pisana* sur certaines autres combinaisons (CAIN, 1984). Une prédominance d'inornés dans les populations naturelles peut parfois s'interpréter comme adaptation à un environnement chaud et aride (SACCHI, 1952 et 1955; JOHNSON, 1980; BAR & NIEVO, 1977). On ne saurait toutefois reconnaître sur la côte adriatique une situation analogue à celle que les Auteurs israéliens trouvent dans leur pays. Si le biotope de Rosolina Mare est microclimatiquement mieux protégé, ni la végétation, ni les caractéristiques du sol (Tableau III) ne permettent d'identifier des prémisses particulièrement favorables à l'absence de bandes à Volano, dont nous avons souligné plus haut la pleine exposition aux vents froids, liée au faible développement de ses basses dunes.

Volano a plus de 50% d'*effectively unbanded*; le pourcentage croule pourtant à Lido di Spina, que la présence de *Cistus salviaefolius* caractériserait comme la localité la plus «chaude» de la série.

D'autre part, à Rosolina Mare (station 5) la population «blanché» de *Theba pisana* voisine avec des *Cerņuella virgata* toutes à bandes foncées comme celles de Sant'Anna (Planche p. 41). On est donc bien loin d'une convergence du type mis en évidence dans une localité sèche et pleinement ensoleillée (SACCHI, 1952) où les deux espèces cohabitent avec une forte majorité de morphes *effectively unbanded*,

A remarquer enfin que les deux stations internes les plus rapprochées de Rosolina Mare, la 4 (Sant'Anna) et la 6 (pinède de la route Romea) hébergent des populations de *Theba pisana* au polymorphisme opposé. Si dans la seconde les *effectively unbanded* constituent pratiquement la totalité de la population — ce qui s'accorderait, dans cette clairière loin de la mer et très sèche, à la petite règle écologique citée — à Sant'Anna, au contraire, les *effectively unbanded* font complètement défaut. La population de Sant'Anna, au système de bandes complet ou manquant du premier groupe, accompagné d'une fusion des bandes du second groupe — schémas n()/nn ou O()/nn — semble «mimer» les *Cerņuella virgata* sympatriques, toutes douées d'une grande bande noire supracarénale. Ici, nous entendons «mimer» dans le sens d'une convergence morphologique frappante (SACCHI, 1981; HELLER & GADOT, 1987) n'impliquant aucune causalité sélective (Planche).

---

#### PLANCHE

En haut: Station 7, Lido di Volano, 28-3-1990.

*Theba pisana*, individus morts de la troisième classe d'âge collés sur le côté exposé au sud d'une infructescence sèche d'*Oenothera biennis*.

En bas: Station 4, Sant'Anna di Chioggia. Convergence du polymorphisme en *Cerņuella virgata* (les six coquilles à gauche) et *Theba pisana* (les six à droite). Le diamètre des coquilles varie entre 16 et 19 millimètres.



S'agit-il donc d'une distribution fortuite des combinaisons sans dessin supracarénal, liée au jeu d'effets de fondation et d'isolement exaltés et entretenus par la présence de la riche ramification hydrographique que constituent le delta du Pô et les estuaires voisins de l'Adige au nord et du Reno au sud? (fig. 1) Nos expériences précédentes ne permettent pas de l'exclure. Au Maroc, sur la longue chaîne de dunes au nord de Mazagan la population de *Theba pisana* a une majorité de composantes *unbanded* malgré son écologie maritime, qui s'oppose à une majorité d'ornés sur la plupart du littoral atlantique marocain; mais cette étendue de dunes est en situation semi-insulaire.

Il avait été possible, précédemment, de mettre en évidence une concentration exceptionnellement élevée de *bifrons* à l'intérieur d'un port-abri adriatique récemment aménagé (SACCHI, 1952). Une concentration du même ordre a été ensuite enregistrée, mais non publiée, en 1980 dans la rìa de Vigo, en milieu franchement rudéral et tout récent, sur la route entre Meira et Cangas, qui n'avait pas de peuplement de *Theba pisana* quelques années auparavant (SACCHI et VIOLANI, 1977). Ce ne serait pas rare que des effets du hasard rejoignent le résultat que, en d'autres situations topographiques et écologiques, la pression sélective rend «inévitabile».

## Considérations générales

Le cycle biotique de *Theba pisana* se déroule en un an, ici comme en milieu nord-atlantique. L'hiver détermine l'arrêt d'activité de l'espèce, accompagné typiquement par la mort de la population adulte. Un certain nombre d'individus ont déjà succombé fin octobre; d'autres ne gardent qu'une activité très réduite, ou le simple réflexe de contraction du pied sous stimulation artificielle: ce sont des mourants, parfois collés au sol sans pouvoir s'y enfouir (SACCHI, 1990 a). Très peu nombreux sont les individus qui arrivent à endurer la saison froide, généralement cantonnés à la base de la végétation ou sous des corps opaques.

Toutefois, ni la mort en automne, ni la reprise d'activité début printemps ne sont contemporaines: à l'intérieur d'une même population des différences individuelles sont évidemment à envisager; entre populations différentes, ce sont surtout les caractéristiques micro-climatiques du biotope qui entrent en jeu. De telles différences jouent parfois d'une manière évidentes même au niveau des subpopulations, comme dans notre station 3, Ca' Roman.

Les autres espèces xérobiques à estivation non cryptique partagent le comportement de *Theba pisana*. Les sympatriques à inactivation cryptique sont moins tranchées dans leur cycle, pouvant endurer l'hiver mieux que *Theba pisana* à cause, très probable, de leur aptitude plus typique et directe à rechercher des abris. C'est cependant cette aptitude qui traduit nettement une capacité réduite de profiter des endroits à xérothermie plus poussée où vivent et se reproduisent *Theba pisana* et ses compagnes duni-cales. Chez les espèces franchement mésophiles, telles *Helix lucorum* et *Cryptomphalus aspersus*, l'activité connaît des interruptions plus opportunistes.

Le gradient de distribution du polymorphisme de la coquille, appréciable par l'analyse du système de bandes, nous semble relever plutôt de composantes fortuites que d'une sélection par l'environnement climatique ou d'une prédation sélective, opérée ici surtout par des rongeurs d'arrière-dune. L'isolement du biotope y jouerait un rôle non inattendu, même dans ce milieu dunaire, qui, en principe, semble présenter peu d'obstacles dans son étendue linéaire, mais qui, en réalité, peut se fragmenter jusqu'à constituer un «archipel» de petits systèmes localisés (SACCHI, 1990-b).

## **Remerciements**

Ce travail a été partiellement subventionné par le Ministère de l'Université (MURST: 60% local).

Nous remercions les collègues qui ont contribué aux recherches sur le terrain: Mme Anna Occhipinti, Professeur à la Faculté des Sciences de Venise, et M. Renato Sconfiatti, Docteur de Recherches ès Sciences de l'Environnement.

M. Ernesto Zanolli a assuré les analyses pédologiques, et Mlle Laura Padovani, stagiaire dans notre laboratoire, a collaboré à la préparation du manuscrit.

## BIBLIOGRAPHIE

- ABRAMSKY, Z.; ALFIA, H.; SCHACHAK, M. & BRAND, S. 1990 - Predation by rodents and the distribution and abundance of the snail *Trochoidea seetzenii* in the Central Negev Desert of Israel. *Oikos*, **59**: 225-234.
- BAR, Z. & NIEVO, E., 1977 - Natural gradients of shell banding in *Theba pisana* along climatic gradients. *Israel J. of Zool.*, **25**: 214-215.
- BONAVITA, A. et BONAVITA, D., 1962 - Contribution à l'étude écologique d'*Euparypha pisana* Müller des rivages méditerranéens de la Provence. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **32** suppl.: 189-204.
- CAIN, A.J., 1984 - Genetics of some morphs in the land snail *Theba pisana*. *Malacologia*, **25**: 381-411.
- HELLER, J. & GADOT, M., 1987 - Convergence in the shell-banding polymorphism of two sympatric landsnails. *Biol. J. Linn. Soc.*, **30**: 163-179.
- HERMONY, I.; SHACHAK, M. & ABRAMSKY, Z., 1992 - Habitat distribution in the desert snail *Trochoidea seetzenii*. *Oikos*, **64**: 516-522.
- JOHNSON, M.S., 1980 - Association of shell banding and habitat in a colony of the land snail *Theba pisana*. *Heredity*, **45**: 7-14.
- MORAN, S., 1989 - Weather- and population density-induced infantilism in the landsnail *Theba pisana* in a semi-arid climate. *Int. J. Biometeorol.*, **3**: 101-108.
- SACCHI, C.F., 1952 - Ricerche sulla variabilità geografica in popolazioni italiane di *Euparypha pisana* (Müll.). *Ann. Mus. civ. St. nat. Genova*, **65**: 211-258.
- SACCHI, C.F., 1955 - Fattori ecologici e storici nel polimorfismo delle *Euparypha* del Marocco occidentale. *Studia ghisleriana* (3) **1**: 43-66.
- SACCHI, C.F., 1961 - Mediterraneo ed effetti insulari nell'ecologia dei Molluschi non marini della Laguna Veneta. *Atti Ist. ven. Cl. Sc.*, **119**: 287-332.
- SACCHI, C.F., 1971 - Ecologie comparée des Gastéropodes Pulmonés des dunes méditerranéennes et atlantiques. *Natura*, **63**: 277-358.
- SACCHI, C.F., 1977 - La «lacune nord-adriatique» et son influence sur l'écologie des Gastéropodes dunicoles. Prémisses méthodologiques. *Atti Soc. it. Sc. nat.*, **118**: 213-225.
- SACCHI, C.F., 1978 - Il delta del Po come elemento disgiuntore nell'ecologia delle spiagge adriatiche. *Boll. Mus. civ. St. nat. Venezia*, **29** suppl.: 43-73.
- SACCHI, C.F., 1981-a - Convergence du polymorphisme chez *Cepaea nemoralis* (L.) et *Monachoides inchoatus* (Mor.): parallélisme écologique ou mimétisme imitatif? *Atti Soc. it. Sc. nat.*, **122**: 139-150.
- SACCHI, C.F., 1981-b - Saggio eco-etologico sui Gasteropodi delle dune di Castelfusano (Lido di Roma). *Natura*, **72**: 3-49.
- SACCHI, C.F., 1983-a - Il nord Adriatico: crocevia di faune, intreccio di popoli. *Atti Mus. civ. St. nat. Trieste*: **35**: 39-64.
- SACCHI, C.F., 1983-b - La morphe *testudinea* (Monts.) Taylor d'*Euparypha pisana* (Müller): un non-sens écologique? *Atti Soc. it. Sc. nat.* **124**: 269-280.
- SACCHI, C.F., 1990-a - Observations sur le cycle biotique de *Theba pisana* (Müller) en Europe et en Australie. *Boll. malacologico*, Milano, **26**: 73-82.
- SACCHI, C.F., 1990-b - Aislamiento geográfico y aislamiento ecológico en las comunidades de Gasterópodos de duna: el ejemplo de Cerdeña. *Boll. Soc. Hist. nat. Baleares*, **33**: 117-140.
- SACCHI, C.F. & VIOLANI, C., 1977 - Ricerche ecologiche sulle Elicidi dunicole della Ria di Vigo (Spagna). *Atti Soc. it. Sc. nat.*, **68**: 253-284.
- VIOLANI, C., 1978 - Per una conoscenza delle spiagge sabbiose dell'Alto Adriatico: dati pedologici a nord ed a sud del delta del Po. *Boll. Mus. civ. St. nat. Venezia*, **29** suppl.: 87-110.
- YOM-TOV, Y., 1970 - The effect of predation on population densities in some desert snails. *Ecology*, **51**: 907-911.